

УДК 576.895.771

## ПОВЕДЕНИЕ КОМАРОВ ANOPHELES ПРИ КОНТАКТЕ С ИНСЕКТИЦИДАМИ

В. П. Дробозина, Н. И. Бондарева, А. Н. Алексеев, Г. В. Кашаева

Обнаружены большие видовые различия в поведении малярийных комаров при действии на них инсектицидов, определены основные направления в изменении поведения комаров при развитии у них резистентности к ДДТ, показано практическое значение изученных вопросов.

Еще в первые годы применения контактных инсектицидов в программах борьбы с малярией было обращено внимание на тот факт, что ДДТ оказывает на *Anopheles* не только токсическое, но и раздражающе-репелентное действие, которое позволяет комарам избегать обработанных поверхностей. Считают, что это нормальная, первичная реакция комаров на яд, которая, по-видимому, может в результате отбора изменяться при длительном применении инсектицидов: уменьшаться в случае развития физиологической резистентности (Zu-lueta, 1959; Басвайн, 1964) и усиливаться, проявляясь, в так называемой «поведенческой» устойчивости, или приводит к увеличению степени экзофилии популяции, смене хозяев и другим изменениям в поведении комаров. Эти изменения могут в значительной степени определять успех или неудачу в выполнении программы борьбы с малярией в зависимости от того, насколько они затрагивают степень связи переносчика с человеком и длительность контакта с обработанными поверхностями.

Учитывая важное значение реакции комаров на контакт с инсектицидом, были изучены некоторые черты поведения и в первую очередь раздражимость всех основных потенциальных переносчиков малярии в СССР: *An. sacharovi*, *An. messeae*, *An. maculipennis*, *An. atroparvus*, *An. martinius*, *An. hyrcanus*, *An. pulcherrimus* и *An. superpictus*. Некоторые опыты проведены на двух тропических видах фауны СРВ — *An. vagus* и *An. sundaicus*.

Раздражимость определяли с помощью методики ВОЗ, используя в качестве критерия среднее число взлетов одной напившейся крови самки в течение 15-минутного контакта с ДДТ.

Помимо определения статуса раздражимости разных видов при контакте с ДДТ, перед нами стояла также задача длительного наблюдения за изменением раздражимости и других черт поведения комаров по мере развития у них резистентности к ДДТ. Такие наблюдения были проведены на *An. sacharovi* в Азербайджанской ССР с 1972 по 1982 г.

## ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ AN. SACHAROV И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Первые опыты, проведенные в 1972—1973 гг. в этой республике, обнаружили, что не только чувствительные, но и уже приобретшие резистентность комары обладают высокой раздражимостью при контакте с ДДТ, хотя раздра-

жимость чувствительных особей достоверно отличалась от таковой у резистентных. В тестах ВОЗ по определению раздражимости самки взлетали с обработанной поверхности от 21.2 (резистентная популяция) до 29.4 раз (чувствительная популяция), что намного превышает число взлетов, наблюдаемое у самок других видов *Anopheles* (как резистентных, так и чувствительных) (см. ниже). Причина такого сочетания резистентности с раздражимостью, по-видимому, заключалась в том, что резистентность, возникшая к этому времени у *An. sacharovi* в АзССР, была в основном следствием сельскохозяйственных обработок, при которых воздействию инсектицида подвергаются главным образом не имаго, а преимагинальные фазы (Дробозина и др., 1972).

Наблюдения за комарами во время обработок помещений ДДТ показали, что все комары вылетают из них и по крайней мере в течение первых двух недель и не залетают, независимо от наличия в них добычи (Дробозина и др., 1977). В то же время попытка найти комаров в природных убежищах не увенчалась успехом: комары по-прежнему остались эндофилами (Ануфриева и др., 1975). Как показали наблюдения, в обработанных поселках комары концентрировались в жилых помещениях, многие из которых оставались необработанными. В необработанных же поселках комары предпочитали помещения для скота. Таким образом, раздражимость комаров, сохранившаяся у них при развитии резистентности, и отсутствие изменений в степени эндофилии привели к 3 отрицательным последствиям: уменьшению контакта комаров с обработанными поверхностями, увеличению их контакта с людьми и ложному впечатлению о хорошей эффективности ДДТ (из-за отсутствия комаров в обработанных помещениях).

Такую же ситуацию вызвало и использование впоследствии ГХЦГ в сочетании с хлорофосом (первым опрыскивались хлева, вторым — жилые помещения) (Артемьев, уст. сообщ.).

У резистентных к ДДТ *An. sacharovi* был обнаружен еще один необычный поведенческий феномен: контакт комаров с ДДТ вызывал у них немедленную реакцию нападения на добычу, которая была названа условно «агрессивностью». Для определения этой реакции комаров, контактировавших с ДДТ, и контрольных, не контактировавших с ядом, сажали в одинаковые садки размерами 10×10×10 см и предлагали им одновременно руки экспериментатора. По прошествии 30 мин подсчитывали число укусов и процент напившихся крови самок.

После контакта с 2 %-ным ДДТ *An. sacharovi* (в зависимости от возраста и физиологического состояния) в 2—6 раз чаще нападали на добычу по сравнению с комарами, не контактировавшими с ДДТ. Этот феномен был подтвержден и наблюдениями в полевых условиях (Алексеев, Суворова, 1977).

Повышенная агрессивность в сочетании с высокой раздражимостью и резистентностью увеличивала эпидемиологическую опасность *An. sacharovi* и вероятность передачи малярии даже при низкой численности комаров. Это создавало серьезную проблему при организации борьбы с малярией в Азербайджане и вызвало настоятельную необходимость замены хлорорганических инсектицидов.

После отмены использования хлорорганических инсектицидов наблюдения за уровнем резистентности к ДДТ и раздражимостью продолжались с целью выяснения вопроса о возможности возврата к использованию этого инсектицида в будущем. Однако оказалось, что резистентность к ДДТ не только не снижалась, но и продолжала расти (в тех районах, где она была умеренной).

С ростом уровня резистентности к ДДТ раздражимость комаров уменьшалась. Это можно продемонстрировать на примере популяции *An. sacharovi* Масаллинского р-на: в 1972 г. гибель комаров в стандартных тестах ВОЗ составляла 68.6 %, а число взлетов с поверхности, обработанной ДДТ, было равно в среднем 21.5; в 1982 г. погибло только 4.6 % комаров, число взлетов

сократилось до 14 за 15 мин. Тем не менее и сейчас, обладая очень высокой резистентностью к ДДТ, *An. sacharovi* остается довольно раздражимым видом среди изученных. Это обстоятельство наряду с высокой резистентностью к ДДТ не дает возможности снова вернуться к использованию этого инсектицида против *An. sacharovi*. По-видимому, высокая раздражимость является видовым свойством *An. sacharovi*.

С ростом резистентности уменьшилась и «агрессивность» комаров. В 1981—1982 гг. реакция комаров на добычу после контакта с 2 %-ным ДДТ уже не отличалась от реакции комаров в контроле, а контакт с 4 %-ным ДДТ в течение 1 ч и более даже угнетал «агрессивность». При менее продолжительном времени контакта, как и при 2 %-ном ДДТ, не наблюдалось достоверной разницы между опытными и контрольными комарами.

#### СРАВНИТЕЛЬНАЯ РАЗДРАЖИМОСТЬ И «АГРЕССИВНОСТЬ» РАЗНЫХ ВИДОВ ANOPHELES

Изучение других видов *Anopheles* обнаружило большие видовые различия в раздражимости и «агрессивности», причем не только при воздействии инсектицидов, но и в нормальных условиях, без контакта с ядом. По степени двигательной активности в контроле изученные виды можно разделить на 3 группы. К первой следует отнести *An. superpictus* и *An. maculipennis*, проявивших очень высокую двигательную активность. Ко второй — *An. martinus*, *An. atroparvus* и *An. messeae* — с умеренной активностью и к третьей — *An. hyrcanus*, *An. pulcherrimus* и *An. sacharovi*, которые в контроле практически не взлетали.

При контакте с ДДТ раздражимость разных видов комаров увеличивалась не пропорционально их исходной двигательной активности, как видно из табл. 1, где относительная раздражимость видов *Anopheles* приведена в порядке убывания. Два вида практически не реагировали на ДДТ. Это *An. superpictus* — один из наиболее раздражимых в контроле видов и *An. hyrcanus* — в контроле почти неподвижный. У последнего вида это, видимо, связано с экзотильностью, с отсутствием отбора на избегание обработанных поверхностей. Наибольшее раздражающее действие ДДТ оказывал на *An. messeae*, *An. maculipennis* и *An. sacharovi*, о котором уже было сказано выше. Все эти виды относятся к разным группам по спонтанной двигательной активности.

Четкая зависимость уровня раздражимости от уровня резистентности наблюдалась, помимо *An. sacharovi*, и у разных популяций *An. messeae*.

При наблюдении за «агрессивностью» комаров также была обнаружена большая вариабельность этой реакции как в контроле, так и в опыте (при кон-

Т а б л и ц а 1  
Относительная раздражимость разных видов *Anopheles* при контакте с ДДТ \*

| Вид комаров  | Разность между числом взлетов в опыте и контроле | P (достоверность разности между опытом и контролем) |
|--|--|---|
| <i>An. messeae</i> (чувствительная популяция)          | 27.0   | >0.999  |
| <i>An. messeae</i> (резистентная популяция)            | 4.8  | 0.95  |
| <i>An. sacharovi</i> (умеренно резистентная популяция) | 20.7   | >0.999  |
| <i>An. sacharovi</i> (высокорезистентная популяция)    | 11.0   | >0.999  |
| <i>An. maculipennis</i>                                | 18.8   | >0.999  |
| <i>An. pulcherrimus</i>                                | 14.4   | >0.999  |
| <i>An. atroparvus</i>                                  | 9.3  | >0.999  |
| <i>An. martinus</i>                                    | 7.7  | 0.95  |
| <i>An. superpictus</i>                                 | 0.5  | Разность недостоверна                               |
| <i>An. hyrcanus</i>                                    | 0.1  | То же   |

\* Абсолютные цифры приведены в статье Н. Н. Бондаревой и соавторов (1984).

такте с ДДТ). У большинства видов *Anopheles* происходило подавление реакции нападения на добычу после взаимодействия ДДТ, однако степень угнетения этой реакции была различна, как видно из табл. 2.

Прослеживается некоторая связь агрессивности с резистентностью: наиболее резистентные виды или совсем не реагируют на присутствие ДДТ, или реакция на добычу у них снижается незначительно и быстро (в течение 24—36 ч) восстанавливается. Кроме того, замечена зависимость агрессивности контактировавших с ДДТ комаров от их исходной активности в отношении добычи. Полное угнетение питания кровью после воздействия ДДТ наблюдается лишь у тех видов, которые и в норме мало активны. Это — *An. martinus* и *An. atroparvus*.

#### ПОВЕДЕНИЕ КОМАРОВ В ДОМАХ, ОБРАБОТАННЫХ ПРОПОКСУРОМ И МАЛАТИОНОМ

В связи с неэффективностью ДДТ против некоторых видов *Anopheles*, в частности *An. sacharovi* — в АзССР и *An. maculipennis* — в ДагАССР, нами изучено поведение данных видов при воздействии возможных заменителей ДДТ — малатиона из группы фосфорорганических соединений и пропоксура из группы карбаматов. К указанным инсектицидам оба вида пока еще чувствительны на территории СССР (Бондарева и др., 1984). Поскольку тесты ВОЗ по определению раздражимости при контакте с этими инсектицидами не разработаны, мы проводили наблюдения за комарами, находящимися в помещении во время обработки, и выпускаемыми в обработанные помещения в первые дни после обработки (до 10 дней), а также за распределением комаров между обработанными и необработанными хлевами при выпуске их днем на границе этих хлевов.

В результате наблюдений было выяснено, что малатион не оказывает ни раздражающего, ни репеллентного действия: комары спокойно влетали в обра-

Т а б л и ц а 2  
Влияние ДДТ на «агрессивность» разных видов *Anopheles*

| Вид комаров            | Место проведения опыта      | Чувствительность к ДДТ (процент гибели при диагностической дозе) | Число самок |      | Процент самок, пивших кровь |            | Р (достоверность разности между опытом и контролем) | Угнетение реакции нападения на добычу |
|------------------------|-----------------------------|--|-------------|------|-----------------------------|------------|---|---------------------------------------|
|                        |                             |  | контроль    | опыт | контроль                    | опыт       |   |                                       |
| <i>An. martinus</i>    | ТаджССР, Ленинабадская обл. | 17.0   | 102         | 92   | 10.8 ± 4.1                  | 0          | 0.95  | Полностью                             |
| <i>An. atroparvus</i>  | РСФСР, Краснодарский край   | 64.0   | 125         | 125  | 28 ± 0.8                    | 0          | > 0.999   | »                                     |
| <i>An. messeae</i>     | УССР, Одесская обл.         | 40.0   | 300         | 295  | 28.0 ± 3.6                  | 0          | > 0.99  | »                                     |
| <i>An. superpictus</i> | ТаджССР, г. Душанбе         | 42.0   | 400         | 400  | 86.3 ± 4.8                  | 4.6 ± 0.5  | > 0.999   | В 18.8 раза                           |
| <i>An. vagus</i>       | СРВ, г. Ханой               | 94.0   | 146         | 172  | 64.0 ± 1.6                  | 7.5 ± 4.2  | > 0.999   | В 8.5 раза                            |
| <i>An. hyrcanus</i>    | ТаджССР, Ленинабад          | 60.0   | 127         | 106  | 19.3 ± 1.5                  | 9.8 ± 0.4  | 0.95  | В 2 раза                              |
| <i>An. sacharovi</i>   | АзССР, Масаллинский р-н     | 10.5   | 56          | 76   | 40.8 ± 4.9                  | 25.3 ± 5.0 | 0.95  | В 1.5 раза                            |
| <i>An. sundai-cus</i>  | СРВ, г. Хошимин             | 6.0  | 300         | 300  | 35.6 ± 2.9                  | 32.4 ± 2.5 | Недостов-<br>верно                                  |                                       |
|                        |                             | 94.0   | 123         | 105  | 0                           | 0          |   |                                       |

ботанные помещения, садились на стены и не взлетали в течение всего периода наблюдений (до момента гибели).

Реакция на пропоксур оказалась различной у *An. maculipennis* и *An. sacharovi*. У первого вида раздражимости не было, тогда как у второго пропоксур вызывал и отпугивающее, и раздражающее действия. Комары, выпущенные на стыке обработанного и необработанного помещений и имевшие возможность выбора, залетали только в необработанное. При этом отпугивание происходило благодаря сильному фумигантному действию пропоксура. Доказательством фумигантного действия может служить 100 %-ная гибель в течение 30 мин всех комаров, не соприкасающихся с обработанной поверхностью — в садках, подвешенных в центре хлева, обработанного накануне из расчета 2 г пропоксура на 1 м<sup>2</sup>.

Комары из другой партии, выпущенные в обработанные помещения, практически не садились на стены; пытались сразу же вылететь наружу. И только благодаря острой токсичности пропоксура, главным образом за счет его фумигантного действия, комары получали летальную дозу так быстро, что погибали, не успев вылететь. Не исключено, что при развитии некоторой резистентности к пропоксуру комары смогут покидать обработанные помещения.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на примере действия ДДТ мы видим, что один и тот же инсектицид может вызывать у выживших особей разных видов неодинаковые по степени ответные поведенческие реакции, что определяет в свою очередь различия в эпидемиологической значимости этих видов. Поэтому обработки одним и тем же инсектицидом дадут нам разный эффект по отношению к разным видам. Чем больше агрессивность вида под действием инсектицида или чем меньше он угнетается инсектицидом, тем меньший эффект мы можем ожидать от обработок. В практике борьбы с малярийными комарами необходимо учитывать также и то, что изученные нами поведенческие реакции комаров меняются в процессе развития у них резистентности: степень раздражимости уменьшается, а «агрессивность» все более приближается к контролю. Зная теперь основные направления в изменении поведения переносчиков малярии и уровни их резистентности на всей территории СССР (Алексеев и др., 1981), мы можем предсказать эффективность применяемых инсектицидов в каждой конкретной ситуации.

### Л и т е р а т у р а

- Алексеев А. Н., Суворова Н. И. Увеличение активности нападения резистентных *Anopheles maculipennis sacharovi* Favre под влиянием контакта с ДДТ. — Мед. паразитол., 1977, № 4, с. 439—444.
- Алексеев А. Н., Дробозина В. П., Бондарева Н. И. Распространение резистентных к ДДТ популяций переносчиков малярии на территории СССР. — Мед. паразитол., 1981, № 1, с. 3—9.
- Ануфриева В. Н., Суворова Э. И., Дробозина В. П., Рыбалка В. М., Алиев М. А. Некоторые вопросы экологии устойчивых к ДДТ *Anopheles maculipennis sacharovi* Favre. 1903 в населенных пунктах Азербайджанской ССР. — Мед. паразитол., 1975, № 1, с. 33—42.
- Басвайндж. (J. Basvine). Значение определения раздражимости комаров под воздействием ДДТ (с приложением результатов, полученных при определении раздражимости по методике, рекомендованной Комитетом экспертов ВОЗ по инсектицидам). — Бюл. ВОЗ, 1964, т. 31, № 5, с. 657—669.
- Бондарева Н. И., Дробозина В. П., Артемьев М. М. Раздражимость разных видов *Anopheles* СССР при воздействии инсектицидов. — Мед. паразитол., 1984, № 4, с. 48—50.
- Дробозина В. П., Ануфриева В. Н., Сергиев В. П., Кондрашин А. В. Обнаружение резистентности к ДДТ у *Anopheles maculipennis sacharovi* Favre в Азербайджанской ССР. — Мед. паразитол., 1972, № 4, с. 460—464.

Дробозина В. П., Алексеев А. Н., Бондарева Н. И., Суворова Н. И. Раздражимость и поведение *Anopheles maculipennis sacharovi* Favre в обработанных помещениях поселков Азербайджанской ССР. — Мед. паразитол., 1977, № 1, с. 51—57.  
Zulueta J. M. Insecticide Resistance in *Anopheles sacharovi*. — Bull. WLD Hlth Org., 1959, vol. 20, p. 767—822.

Ордена Трудового Красного Знамени  
ИМПитМ им. Е. И. Марциновского  
Минздрава СССР, Москва

Поступила 1.12.1983  
после доработки 8.02.1985

---

## BEHAVIOUR OF ANOPHELES MOSQUITOES DURING THEIR CONTACT WITH INSECTICIDES

V. P. Drobozina, N. I. Bondareva, A. N. Alekseev, G. V. Kachaeva

### S U M M A R Y

The rate of irritability and «aggressiveness» (attacking activity) at the contact with DDT was determined for all main potential vectors of malaria in the USSR. Great species differences were found out. Changes in the irritability and «aggressiveness» rates with growth of resistance to DDT were traced. The knowledge of resistance rate, initial data on the irritability and «aggressiveness» of each species and the main trends in the changes in mosquitoes behaviour under the effect of DDT makes it possible to predict the effectiveness of DDT in concrete situations. The results of visual observations on the behaviour of malaria vectors in dwelling treated with malation and propocsur, substitutes for DDT in control on resistant populations, are given.

---